# 5-羟色胺在粘虫视叶中的分布

郭　培，马百伟，赵新成，王高平，谢桂英*

（河南农业大学植物保护学院，郑州 450002）

**摘要**：【目的】解剖分析粘虫 *Mythimna separata* 成虫视叶的结构，研究 5-羟色胺（5-hydroxytryptamine, 5-HT）在视叶中的分布。【方法】采用组织包埋切片技术和免疫组织化学方法，使用突触蛋白抗体标记粘虫成虫视叶内神经髓结构，用抗 5-HT 血清标记 5-HT；利用激光共聚焦扫描显微镜照相获取数码图像，利用图形分析软件识别神经髓结构及进行细胞体群分组与计数。【结果】粘虫成虫的视叶由视神经节层、视髓、副视髓、视小叶和视小叶板 5 个神经髓结构组成。免疫染色显示粘虫视叶内具有 5-HT，每个视叶内约具有 40 个 5-HT 免疫标记的细胞体，这些细胞体分为 3 个细胞体群，位于视髓前方或腹面的内侧。视叶内所有的神经髓结构均含有 5-HT 免疫标记神经纤维。视神经节层的 5-HT 免疫标记神经纤维来自视叶的切向神经元，视髓的 5-HT 免疫标记神经纤维主要来自视叶的切向神经元、远心神经元和无长突神经元。视髓呈明显分层现象，主要分为 3 层，其中中间一层 5-HT 免疫标记神经纤维较密集。副视髓存在少量的 5-HT 免疫标记神经纤维。视小叶和视小叶板中的 5-HT 免疫标记神经纤维来自远心神经元，分为明显的 2 层，其中有少量神经纤维投射至视髓，将视小叶、视小叶板和视髓连接起来。【结论】粘虫视叶中广泛分布着 5-HT 免疫标记神经纤维。该研究结果为进一步研究 5-HT 在视觉机制中的作用奠定一定的解剖学基础。

**关键词**：粘虫；视叶；神经元；神经纤维；5-羟色胺；免疫染色标记

**中图分类号**：Q964　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2018)06-0668-08

# Distribution of 5-hydroxytryptamine in the optic lobes of the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Lepidotpera: Noctuidae)

GUO Pei, MA Bai-Wei, ZHAO Xin-Cheng, WANG Gao-Ping, XIE Gui-Ying* (College of Plant Protection, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China)

**Abstract**: 【Aim】This study aims to investigate the anatomy of the optic lobes of adults of the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Lepidotpera: Noctuidae) and the distribution of 5-hydroxytryptamine (5-HT) in the neuroplis of the optic lobes. 【Methods】The tissue embedding and section, immunohistochemical staining with synaptic protein antibody and anti-5-HT serum were used to label the neuropil structure of the optic lobe and 5-HT in *M. separata* adults, respectively. The digital images of the optic lobes were obtained by using laser scanning confocal microscopy. The identification of neuropils and the grouping and counting of 5-HT immunoreactive (5-HTi) cell bodies were performed using image software. 【Results】The optic lobe of *M. separata* adults is composed of five neuropils, *i. e.*, lamina, medulla, accessory medulla, lobula, and lobula plate. There are about 40 5-HTi cell bodies in each optic lobe, and all the five neuropil regions contain 5-HTi neural processes. 5-HTi neural processes in lamina are originated from the tangential neurons of the optic lobe, and the processes of medulla are from

基金项目：国家自然科学基金项目(U1604109)；河南省豫南植物有害生物绿色防控院士工作站项目(YZ201504)

作者简介：郭培，女，1987 年 8 月生，河南商丘人，硕士，研究方向为农业昆虫与害虫防治，E-mail：2605492093@qq.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail：xieguiying2002@163.com

收稿日期 Received：2017-11-04；接受日期 Accepted：2018-03-19

the tangential neurons, centrifugal neurons and amacrine neurons. Medulla is distributed into mainly three layers, in which the middle layer possesses the densest 5-HTi processes. A few of 5-HTi processes exist in accessory medulla. In the lobula and lobula plate, the 5-HTi processes are originated from the centrifugal neurons. At least two layers of 5-HTi processes in lobula and lobula plate were observed. A few of neural processes project to medulla and connect lobula, lobula plate and medula.【Conclusion】5-HT immunoreactive fibers are widely distributed in the optic lobe of *M. separata*. The results provide the basic knowledge of neural anatomy for further studying the role of 5-HT in the visual system of *M. separata*.

**Key words**: *Mythimna separata*; optic lobe; neuron; nerve fiber; 5-hydroxytryptamine; immunolabeling

5-羟色胺(5-hydroxytryptamine, 5-HT)又名血清素(serotonin),是动物神经系统内一种重要的神经活性物质(Homberg and Hildebrand, 1989; Weisel-Eichler and Libersat, 2004; Hoyer *et al*., 2005)。5-HT也广泛存在于昆虫的神经系统中(Lange *et al*., 1988; 齐易香等, 2014)。免疫组织化学研究表明,昆虫脑主要神经髓结构,如视叶、触角叶、中央体、蘑菇体、咽下神经节等均有5-HT的分布(Siju *et al*., 2008; Bao *et al*., 2010; Blenau and Thamm, 2011; Watanabe *et al*., 2014)。5-HT作为神经递质或神经调质,调节和控制昆虫的视觉、嗅觉、取食、群集、学习记忆及免疫等多种生理和行为过程(齐易香等, 2014; Vleugels *et al*., 2015)。视叶为昆虫的视觉中枢。免疫染色标记研究表明蜉蝣目、蜻蜓目、蜚蠊目、直翅目、螳螂目、半翅目、鞘翅目、双翅目、鳞翅目和膜翅目等10目30余种昆虫的视叶内都含有5-HT免疫阳性的神经元纤维(Nässel and Klemm, 1983; Schürmann and Klemm, 1984; Tyrer *et al*., 1984; Nässel *et al*., 1985, 1987; Lange *et al*., 1988; Nässel, 1988; Vallés and White, 1988; Homberg and Hildebrand, 1989; Breidbach, 1990; Leitinger *et al*., 1999; Zhang *et al*., 2003; Niu *et al*., 2004; Settembrini and Villar, 2004; Hoyer *et al*., 2005; Tian *et al*., 2005; Hu *et al*., 2007; Liu *et al*., 2011)。多项研究表明,昆虫视叶的5-HT能调节视觉神经元光感受的敏感性和反应强度,并参与调控视觉介导的生物节律、触角摆动和群集行为(Kloppenburg and Erber, 1995; Erber and Kloppenburg, 1995; Cymborowski, 1998; Saifullah and Tomioka, 2002; Yuan *et al*., 2005; Anstey *et al*., 2009)。不同昆虫视叶内含5-HT的神经元数量及其神经纤维的分布具有差异,这可能与昆虫的种类、生态习性和活动节律差异相关。到目前,在鳞翅目中仅有烟草天蛾*Manduca sexta*(Homberg and Hildebrand, 1989)和蛱蝶*Minathyma schrenckii*(Niu *et al*., 2004)视叶内5-HT的分布得到研究。鳞翅目昆虫属于昆虫纲的第二大类群,包括种类众多,研究其他鳞翅目昆虫视叶内5-HT分布模式,将有助于研究鳞翅目昆虫5-HT对视觉相关行为的调控机制。

粘虫*Mythimna separata*隶属鳞翅目(Lepidoptera)夜蛾科(Noctuidae),是重要的农业害虫,广泛分布于亚洲和澳大利亚一带多个国家和岛屿(Sharma and Davies, 1983; Drake and Gatehouse, 1995)。粘虫具有发生范围广、危害世代多、适应能力强及远距离迁飞等特点,以其暴食性、聚集性和杂食性而成为我国粮食生产中的重要害虫(李光博等, 1964; 江幸福等, 2014; 姜玉英等, 2014)。研究表明,5-HT在迁飞型和居留型粘虫体内的含量差异显著,并且与粘虫的免疫防御密切相关(李微, 2016; 张蕾等, 2017),而5-HT在粘虫视叶内分布的研究尚未见报道。在本研究中,我们利用免疫组织化学的方法研究粘虫视叶的解剖结构以及5-HT在视叶内的分布模式,以期为进一步研究粘虫视觉相关行为的调控机制奠定神经解剖学基础。

# 1　材料与方法

## 1.1　供试昆虫

供试粘虫虫源来自郑州河南农业大学校园,由灯光诱捕获得,在实验室内用人工饲料饲养多代,饲养条件为温度27℃ ±1℃,相对湿度75% ±5%,光周期14L: 10D。成虫以10% (v/v)的蔗糖溶液饲养,羽化后2 -5 d未交配粘虫成虫用于试验。

## 1.2　切片制备与免疫化学组织染色

**1.2.1**　解剖:将粘虫头部置于Ringer氏生理液(150 mmol/L NaCl, 3 mmol/L $CaCl_2$, 3 mmol/L KCl, 25 mmol/L 蔗糖和10 mmol N-tris (hydroxymethyl)-methyl-2-amino-ethanesulfonic acid,

pH 6.9)中,在解剖镜下用精细镊子将脑与其他组织剥离,整个解剖过程在冰上进行。

**1.2.2** 包埋:将脑组织放入 0.1 mol/L 磷酸缓冲液(phosphate-buffered saline, PBS)(含 137 mmol/L NaCl, 2.7 mmol/L KCl, 10.1 mmol/L $Na_2HPO_4$ 和 1.8 mmol/L $KH_2PO_4$, pH 7.4)配制的4%多聚甲醛固定液中固定,4℃条件下过夜。用0.1 mol/L PBS漂洗脑组织4×15 min。然后将脑放进包埋液(0.37 g/mL 清蛋白, 0.1 g/mL 明胶)中。包埋液凝固后静置于4℃冰箱中15~20 min。在4℃条件下将包埋后的脑放入4%的甲醛溶液中固定16~18 h。

**1.2.3** 切片与免疫染色:用振动切片机(LEICA VT1000S 型, Nussloch, 德国)对包埋好的脑进行切片,切片厚度为50 μm。用0.1 mol/L PBS 对切片进行漂洗(4×10 min)。为了明确5-HT的神经元在视叶内分布模式,我们使用突触蛋白抗体 SYNORF1 标记视叶的神经髓结构,使用抗5-HT 血清标记5-HT。首先,将切片置于5%的正常山羊血清封闭液(normal goat serum, NGS)(Sigma, St. Louis, MO)的0.1 mol/L PBSX(含0.5% TritonX-100 的 PBS 溶液)溶液中孵育12 h。然后用第一抗溶液(1∶100 SYNORF1, Developmental Studies Hybridoma Bank, University of Iowa; 1∶5 000 anti-5-HT, Immunostar, Hudson, WI; 1∶20 NGS, PBSX 溶液为稀释液)孵育2 d。一抗孵育后,用0.1 mol/L PBS 冲洗切片(4×15 min)。然后加入第二抗体溶液(1∶500, Cy2 偶联的羊抗鼠和 Cy5 偶联的羊抗兔第二抗体)(Invitrogen, Eugene, OR, 美国)孵育1 d。再次用0.1 mol/L PBS 冲洗切片(4×15 min)。然后将脑切片按顺序摆放在表面刷有1% 明胶的载玻片上。晾干后,分别使用50%, 70%, 90%, 96%, 100%和100%酒精脱水,每梯度浓度脱水3 min。将脱水后脑切片在二甲苯中透明5 min,用加拿大中性树胶封片。

### 1.3 共聚焦成像

利用共聚焦激光扫描显微镜(LSM 510, META Zeiss, Jena,德国)扫描脑切片并照相。扫描时使用氩激光488 nm激发荧光Cy2,氦-氖激光633 nm激发荧光Cy5,在10×目镜下进行扫描。扫描图像分辨率设定为1 024×1 024像素。

### 1.4 数据分析和图片处理

将获得的粘虫成虫脑切片图像用 LSM Image Browse 软件打开,利用 Adobe illustrator CS3 进行图片排版和文字标注。根据昆虫脑命名工作组的提议命名粘虫视叶及各神经髓结构的名称(Ito *et al.*, 2014)。

## 2 结果

### 2.1 粘虫视叶的结构

粘虫视叶位于脑的外侧,由5个神经髓结构组成,即视神经节层(lamina, LA)、视髓(medulla, ME)、副视髓(accessory medulla, AME)、视小叶(lobula, LO)和视小叶板(lobula plate, LOP)(图1)。视神经节层位于视叶最外面,复眼内侧,形状略弯曲,与复眼表面曲度大致相同(图1;图2:A, E, I)。视髓为视叶内体积最大的神经髓结构,呈扇面形,半包住视小叶和视小叶板,视髓内部神经纤维网呈层状排列(图1和2)。视神经节层与视髓通过交叉的神经纤维连接,这交叉的神经纤维称为第一视交叉(first optical chiasma, OCH1),也可称为外视交叉(outer chiasma)(图1:B, C)。视小叶位于视叶最内层,通过视柄(optic stalk, OS)与外侧前脑相连(图1:A)。视小叶的神经纤维网结构也呈分层排列。视髓与视小叶间也存在一视交叉,称为第二视交叉(second optical chiasma, OCH2),也可称为内视交叉(inner chiasma)(图1:C)。视小叶板位于视叶的后侧,视髓和视小叶的中间,与视小叶呈前后并列状(图1)。副视髓体积最小,位于视髓的前端内侧(图1:C;图2:J)。

### 2.2 5-HT 在视叶中的分布

在所做的35个样品中,有11个染色成功。免疫染色标记结果显示5-HT分布于粘虫视叶内所有神经髓结构中(图2)。含5-HT的神经纤维即为5-HT免疫阳性反应的神经元(5-HT immunoreactive neuron, 5-HTi),也称为5-羟色胺能神经元。视叶5-HTi 神经元细胞体位于视髓周围,可分为明显的3个细胞体群(cb1~3;图2:A, B)。细胞体群 cb1 位于视髓的前方内侧,大约具有20个细胞体(图2:B),该群神经元细胞神经纤维分布于视髓和视神经节层(图2:B, E)。细胞体群 cb2 位于视髓腹面内侧(图2:A, C),大约具有10个细胞体,未见其明显的神经纤维,可能为视叶内无长突类型的神经元。细胞体群 cb3 位于视小叶腹面内侧,紧邻外侧前脑,大约具有10个细胞体,其神经纤维投射到视髓、视小叶和外侧前脑(图2:A, J)。

神经节层的5-HTi 神经元纤维来自 cb1 神经元,通过第一视交叉投射到视神经节层的基部,然后发出较细的神经纤维突起, 纵向布满整个视神经节

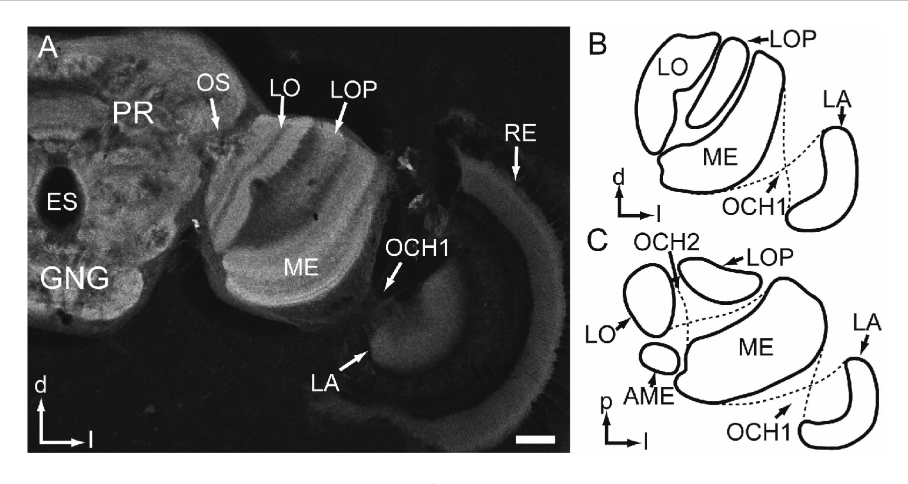



图 1　粘虫视叶图

Fig. 1　Optic lobe of *Mythimna separata*

A：视叶激光共聚焦扫描显微图 Confocal image of the optic lobe；B：视叶示意图前面观 Diagram of the optic lobe in front view；C：视叶示意图背面观 Diagram of the optic lobe in dorsal view. AME：副视髓 Accessory medulla；ES：食道孔 Esophagus；GNG：颚神经节 Gnathal ganglia；LA：视神经节 Lamina；LO：视小叶 Lobula；LOP：视小叶板 Lobula plate；ME：视髓 Medulla；OCH1：第一视交叉 First optical chiasma；OCH2：第二视交叉 Second optical chiasma；OS：视柄 Optic stalk；PR：前脑 Protocerebrum；RE：视网膜 Retina. 方位 Directions：d：背向 Dorsal；l：侧向 Lateral；p：后向 Posterior. 标尺 Scale bar = 100 μm.

层，呈柱状排列（图 2：A，E，I）。视髓 5-HTi 神经纤维成层分布，明显分为 3 层，中间一层密集分布着 5-HTi 神经纤维，称为蛇纹层（serpentine layer，SPL），其余 2 层分别称为外视髓层和内视髓层（图 2：C，D）。结合突触蛋白染色标记的结果，外视髓层和内视髓层又分别被分为明显的 2 层，分别为第 1，2 层和第 4，5 层，其中蛇纹层为第 3 层（图 2：G，H）。不同层的神经纤维具有差异性，内视髓层和外视髓层的神经纤维主要来自 cb1，第 3 层（蛇纹层）的神经元纤维来自切向神经元（tangential neurons），其细胞体来自 cb3，将视髓同外侧前脑连接起来（图 2：B，H）。在第 3 层的神经纤维发出少量纵向神经纤维到第 2 层（图 2：G）。另外，第 5 层的少量神经纤维来自视小叶和视小叶板，将视髓、视小叶和视小叶板 3 者联系起来（图 2：D，G）。视小叶和视小叶板的 5-HTi 神经纤维主要来自视叶的远心神经元（centrifugal neuron，CN；图 2：F），该神经元神经纤维较粗，神经元末梢分布较广，其细胞体位于前脑内。视小叶和视小叶板也具有明显的分层现象，至少分成 2 层（图 2：D，F）。副视髓内仅存在少许 5-HTi 神经纤维（图 2：H）。

## 3　讨论

### 3.1　粘虫视叶结构

研究发现粘虫视叶由视神经节层、视髓、副视髓、视小叶和视小叶板 5 个神经髓结构组成。粘虫视叶的结构组成与黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*、烟草天蛾、君主斑蝶 *Danaus plexippus* 相同（El Jundi *et al*.，2009；Heinze and Reppert，2012；Ito *et al*.，2014）。而西方蜜蜂 *Apis mellifera* 的视叶仅有视神经节层、视髓和视小叶 3 个结构（Brandt *et al*.，2005），蟑螂 *Leucophaea maderae* 的视叶具有神经节层、视髓、副视髓和视小叶 4 个结构（Wei *et al*.，2010），沙漠蝗 *Schistocerca gregaria* 和螳螂 *Rhombodera basalis* 的视叶具有视神经节层、视髓、副视髓和视小叶复合体（Kurylas *et al*.，2008；Rosner *et al*.，2017）。而视小叶复合体包括多个亚结构，蝗虫的具有 3 个亚结构，螳螂 *R. basalis* 的具有 4 个亚结构（Kurylas *et al*.，2008；Rosner *et al*.，2017）。视叶为昆虫的初级视觉中枢，负责处理光、颜色、形状和运动等信息（Borst，2009）。视叶结构的差异与视觉行为调控的差异性相关（Rosner *et al*.，2017）。沙漠蝗和螳螂 *R. basalis* 的视叶结构较为复杂，推测蝗虫和螳螂可能存在较为复杂的视觉信息处理过程，这可能与其习性相关。沙漠蝗具有群体远距离迁飞的习性，其视叶可感知天空中偏振光信息，为迁飞定向导航（Homberg *et al*.，2011）。螳螂 *R. basalis* 需要捕食猎物，则更加依赖视觉进行猎物识别，距离计算、猎物捕获和天敌逃避等多种复杂行为（Rosner *et al*.，2017）。

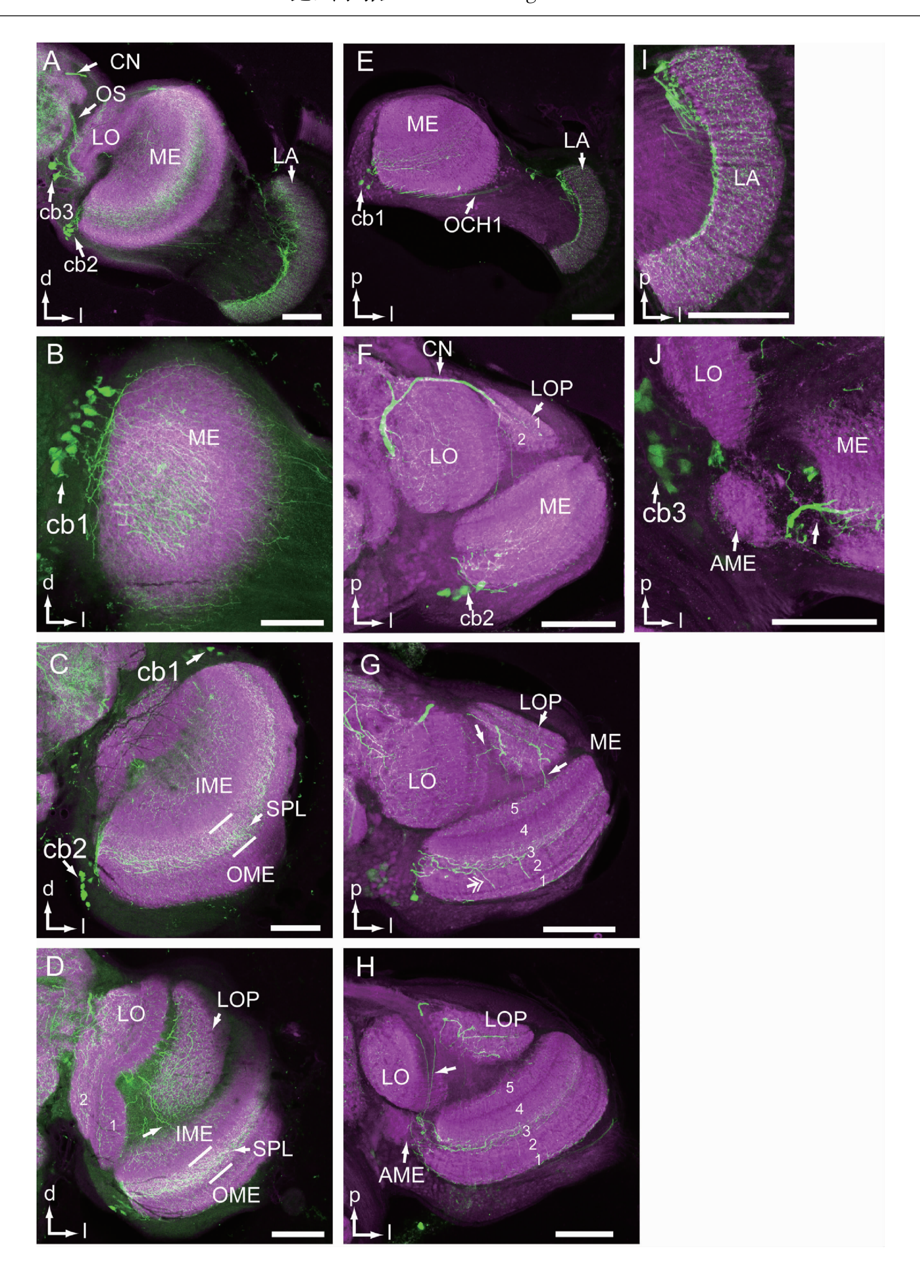



图 2 5-HT 在粘虫视叶不同结构中的阳性反应图

Fig. 2 5-HT immunoreactivity in the optic lobe of *Mythimna separata*

A：视叶纵切面 Vertical section through the optical lobe. B, C：视髓纵切面 Vertical section through the medulla. D：视髓、视小叶和视小叶板纵切面图，箭头示连接视小叶和视髓的神经纤维 Vertical section through the medulla, lobula and lobula plate. The arrow indicates the neural processes linking between lobula and medulla. E：视神经节和视髓纵切面图 Vertical section through the lamina and medulla. F, G, H：视髓、视小叶和视小叶板横切面图，图 G 内的箭头示连接视小叶、视小叶板和视髓的神经纤维，双箭头示柱状神经纤维；图 H 内的箭头示连接外侧前脑和视髓的神经纤维 Horizontal section through the medulla, lobula and lobula plate. The arrows in G indicate the neural processes linking lobula, lobula plate, and medulla, and the double arrowheads indicate the columnar processes. The arrow in H indicates the neural processes linking between lateral protocerebrum and medulla. I：视神经节纵切面图 Vertical section through the lamina. J：视髓、视小叶和副视髓横切面图，箭头示连接副视髓和视髓的神经纤维 Horizontal section through the medulla, lobula and accessory medulla. The arrow indicates the neural processes linking between accessory medulla and medulla. AME：副视髓 Accessory medulla；cb：细胞体 Cell body；CN：远心神经元 Centrifugal neuron；IME：内视髓 Inner medulla；LA：视神经节 Lamina；LO：视小叶 Lobula；LOP：视小叶板 Lobula plate；ME：视髓 Medulla；OCH1：第一视交叉 First optical chiasma；OME：外视髓 Out medulla；OS：视柄 Optic stalk；SPL：蛇纹层 Serpentine layer. 方位 Directions：d：背向 Dorsal；l：侧向 Lateral；p：后向 Posterior. 紫红色和绿色分别代表突触蛋白和 5-HT 染色。Magenta and green represent SYNORF1 and 5-HT staining, respectively. 标尺 Scale bars = 100 μm.

## 3.2 粘虫视叶内 5-HT 的分布

研究表明粘虫视叶具有 5-HTi 神经元。粘虫视叶的 5-HTi 神经元细胞体多数位于视髓前方或腹侧的内侧，少数位于前脑内。这与烟草天蛾、黑腹果

蝇、红头丽蝇 *Calliphora erythrocephala* 和西方蜜蜂等的相似(Nässel and Klemm, 1983; Schürmann and Klemm, 1984; Vallés and White, 1988; Homberg and Hildebrand, 1989),但沙漠蝗、美洲蟑螂 *Periplaneta americana* 和吸血锥蝽 *Triatoma infestans* 的视叶 5-HTi 神经元细胞体多数位于视髓外侧(Nässel and Klemm, 1983; Settembrini and Villar, 2004),蚂蚁 *Harpegnathos saltaor* 的位于视小叶附近(Hoyer *et al*., 2005)。粘虫的单个视叶内大约具有 40 个 5-HTi 神经元细胞体,视叶内 5-HTi 神经元数量较小,这同多数昆虫相似,如:黑腹果蝇和红头丽蝇每个视叶具有 20 个 5-HTi 神经元细胞体,西方蜜蜂具有 20~30 个(Nässel and Klemm, 1983; Schürmann and Klemm, 1984; Vallés and White, 1988),螳螂 *Tenodera sinensis* 具有 60 个(Leitinger *et al*., 1999),蛱蝶 *M. schrenckii* 具有 50 个(Niu *et al*., 2004)。但是,烟草天蛾的视叶内具有大量的 5-HTi 神经元细胞体,每个视叶内具有 300~350 个(Homberg and Hildebrand, 1989)。

粘虫视叶 5-HTi 神经纤维分布在所有的神经髓结构内,这些纤维主要来自切向神经元、远心神经元和局域分布的无长突神经元,这特征几乎与已研究的所有昆虫的相似。但具体在每个神经髓的分布模式,不同的昆虫间具有显著的差异性。粘虫视神经节层的 5-HTi 神经纤维末端分布于整个视神经节层,内部没有成层现象,这与黑腹果蝇、红头丽蝇和烟草天蛾的分布模式类似(Nässel and Klemm, 1983; Nässel *et al*., 1985; Vallés and White, 1988; Homberg and Hildebrand, 1989)。蜻蜓 *Sympetrum* sp. 的视神经节层 5-HTi 神经纤维分布在视神经节层外侧,并穿过视网膜到达视觉受体神经元层(Nässel, 1988)。沙漠蝗和飞蝗 *Locusta migratoria* 的视神经节层的 5-HTi 神经纤维呈柱状分布,少量的神经纤维到达视网膜(Nässel and Klemm, 1983; Tyrer *et al*., 1984),美洲蟑螂的视神经节层的 5-HTi 神经纤维呈柱状和层状分布(Nässel and Klemm, 1983),而西方蜜蜂、沙漠蚁 *Cataglyphis bicolor* 和弓背蚁 *Camponotus japonicus* 的 5-HTi 神经纤维成层分布,分布于视神经节层的最内一层(Nässel *et al*., 1985; Zhang *et al*., 2003)。粘虫视神经节层的 5-HTi 神经纤维来自切向神经元,沙漠蝗、美洲蟑螂、黑腹果蝇、烟草天蛾、西方蜜蜂的视神经节层的 5-HTi 神经纤维也来自切向神经元,但红头丽蝇、麻蝇 *Sarcophaga bullata* 和螳螂 *T. sinensis* 的来自前脑的远心神经元(Nässel and Klemm, 1983; Schürmann and Klemm, 1984; Tyrer *et al*., 1984; Nässel *et al*., 1985, 1987; Vallés and White, 1988; Homberg and Hildebrand, 1989; Leitinger *et al*., 1999)。

粘虫视髓的 5-HTi 神经纤维来自切向神经元、远心神经元和无长突神经元,且成层分布。已研究的昆虫中,视髓内的 5-HTi 神经纤维均成层分布,但不同的昆虫分层模式不同。比如烟草天蛾的视髓分为 7 层,其 5-HTi 神经纤维分布于其中 6 层内,其中蛇纹层 5-HTi 神经纤维最密,视髓最内两层的神经纤维来自于远心神经元(Homberg and Hildebrand, 1989),这些特点与粘虫的类似。沙漠蝗的视髓内 5-HTi 神经纤维分为 6 层,美洲蟑螂的分为 3 层,黑腹果蝇和红头丽蝇的分为 3 层,而西方蜜蜂、沙漠蚁和弓背蚁仅具有较宽的 1 层(Nässel and Klemm, 1983; Nässel, 1988; Vallés and White, 1988; Zhang *et al*., 2003)。其中沙漠蝗的视髓内还具有柱状的 5-HTi 神经纤维连接各层之间(Nässel and Klemm, 1983)。粘虫和烟草天蛾的视髓内存在少量的柱状 5-HTi 神经纤维连接邻接的分层。粘虫的副视髓内也具有少量的 5-HTi 神经纤维。但沙漠蝗的副视髓内分布有密集的 5-HTi 神经纤维,与粘虫的具有明显差异(Würden and Homberg, 1995)。由于副视髓结构较小,关于 5-HTi 神经纤维在副视髓内分布的研究较少,目前仅在粘虫和沙漠蝗有发现。副视髓是昆虫生物节律调控中心(Wei *et al*., 2010),研究发现 5-HT 对多种的昆虫的生物节律具有调控作用(Cymborowshi, 1998; Saifullah and Tomioka, 2002; Yuan *et al*., 2005)。所以,其他昆虫的副视髓内也可能具有 5-HTi 神经纤维。

粘虫视小叶和视小叶板的 5-HTi 神经纤维主要来自远心神经元。该神经元将外侧前脑同视叶的视小叶、视小叶板和视髓 3 结构连接起来。粘虫视小叶和视小叶板的 5-HTi 神经纤维也具有分层现象。螳螂和沙漠蝗的视小叶复合体、美洲蟑螂和西方蜜蜂的视小叶,以及黑腹果蝇、红头丽蝇、烟草天蛾的视小叶和视小叶板的 5-HTi 神经纤维主要来自外侧前脑的远心神经元,并成层分布,一般分为 2~3 层(Nässel and Klemm, 1983; Schürmann and Klemm, 1984; Vallés and White, 1988; Homberg and Hildebrand, 1989; Leitinger *et al*., 1999)。但是,在吸血锥蝽视叶中,视小叶具有 5-HTi 神经纤维,而视小叶板内没有 5-HTi 神经纤维的分布(Settembrini and Villar, 2004)。到目前,这是唯一一例视小叶板

内没有 5-HTi 神经纤维昆虫。另外，在红头丽蝇视叶内未发现连接视髓、视小叶和视小叶板的 5-HTi 神经纤维（Nässel and Klemm, 1983）。

## 参考文献（References）


Anstey ML, Rogers SM, Ott SR, Burrows M, Simpson SJ, 2009. Serotonin mediates behavioral gregarization underlying swarm formation in desert locusts. *Science*, 323(5914): 627–630.

Bao XX, Wang B, Zhang JB, Yan T, Yang WP, Jiao FC, Liu J, Wang S, 2010. Localization of serotonin/tryptophan-hydroxylase-immunoreactive cells in the brain and suboesophageal ganglion of *Drosophila melanogaster*. *Cell Tissue Res.*, 340(1): 51–59.

Blenau W, Thamm M, 2011. Distribution of serotonin (5-HT) and its receptors in the insect brain with focus on the mushroom bodies. Lessons from *Drosophila melanogaster* and *Apis mellifera*. *Arthropod Struct. Dev.*, 40(5): 381–394.

Borst A, 2009. *Drosophila*'s view on insect vision. *Curr. Biol.*, 19(1): R36–R47.

Brandt R, Rohlfing T, Rybak J, Krofczik S, Maye A, Westerhoff M, Hege HC, Menzel R, 2005. Three-dimensional average-shape atlas of the honeybee brain and its applications. *J. Comp. Neurol.*, 492(1): 1–19.

Breidbach O, 1990. Serotonin-immunoreactive brain interneurons persist during metamorphosis of an insect: a developmental study of the brain of *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera). *Cell Tissue Res.*, 259(2): 345–360.

Cymborowski B, 1998. Serotonin modulates a photic response in circadian locomotor rhythmicity of adults of the blow fly, *Calliphora vicina*. *Physiol. Entomol.*, 23(1): 25–32.

Drake VA, Gatehouse AG, 1995. Insect Migration, Tracking Resources through Space and Time. Cambridge University Press, London. 105–130.

El Jundi B, Huetteroth W, Kurylas AE, Schachtner J, 2009. Anisometric brain dimorphism revisited: implementation of a volumetric 3D standard brain in *Manduca sexta*. *J. Comp. Neurol.*, 517(2): 210–225.

Erber J, Kloppenburg P, 1995. The modulatory effects of serotonin and octopamine in the visual system of the honey bee (*Apis mellifera* L.) I. Behavioral analysis of the motion-sensitive antennal reflex. *J. Comp. Physiol. A*, 176(1): 111–118.

Heinze S, Reppert SM, 2012. Anatomical basis of sun compass navigation I: the general layout of the monarch butterfly brain. *J. Comp. Neurol.*, 520(8): 1599–1628.

Homberg U, Heinze S, Pfeiffer K, Kinoshita M, El Jundi B, 2011. Central neural coding of sky polarization in insects. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 366(1565): 680–687.

Homberg U, Hildebrand JG, 1989. Serotonin immunoreactivity in the optic lobes of the sphinx moth *Manduca sexta* and colocalization with FMRFamide and $SCP_B$ immunoreactivity. *J. Comp. Neurol.*, 288(2): 243–253.

Hoyer SC, Liebig J, Rössler W, 2005. Biogenic amines in the ponerine ant *Harpegnathos saltator*: serotonin and dopamine immunoreactivity in the brain. *Arthropod Struct. Dev.*, 34(4): 429–440.

Hu XH, Tian XM, Qu YT, Zhao ZF, Liu TY, Song CT, Bao XX, 2007. Neuroanatomy and serotonin immunoreactivity in the brain and suboesophageal ganglion of three beetles. *Chin. J. Neuroanat.*, 23(5): 451–461.

Ito K, Shinomiya K, Ito M, Armstrong JD, Boyan G, Hartenstein V, Harzsch S, Heisenberg M, Homberg U, Jenett A, Keshishian H, Restifo LL, Rössler W, Simpson JH, Strausfeld NJ, Strauss R, Vosshall LB, Insect Brain Name Working Group, 2014. A systematic nomenclature for the insect brain. *Neuron*, 81(4): 755–765.

Jiang XF, Zhang L, Cheng YX, Luo LZ, 2014. Current status and trends in research on the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Walker) in China. *Chin. J. Appl. Entomol.*, 51(4): 881–889. [江幸福，张蕾，程云霞，罗礼智，2014. 我国粘虫研究现状及发展趋势. 应用昆虫学报，51(4): 881–889]

Jiang YY, Li CG, Zeng J, Liu J, 2014. Population dynamics of the armyworm in China: a review of the past 60 years' research. *Chin. J. Appl. Entomol.*, 51(4): 890–898. [姜玉英，李春广，曾娟，刘杰，2014. 我国粘虫发生概况: 60 年回顾. 应用昆虫学报，51(4): 890–898]

Kloppenburg P, Erber J, 1995. The modulatory effects of serotonin and octopamine in the visual system of the honey bee (*Apis mellifera* L.) II. Electrophysiological analysis of motion-sensitive neurons in the lobula. *J. Comp. Physiol. A*, 176(1): 119–129.

Kurylas AE, Rohlfing T, Krofczik S, Jenett A, Homberg U, 2008. Standardized atlas of the brain of the desert locust, *Schistocerca gregaria*. *Cell Tissue Res.*, 333(1): 125–145.

Lange AB, Orchard I, Lloyd RJ, 1988. Immunohistochemical and electrochemical detection of serotonin in the nervous system of the blood-feeding bug, *Rhodnius prolixus*. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 8(3): 187–201.

Leitinger G, Pabst MA, Kral K, 1999. Serotonin-immunoreactive neurones in the visual system of the praying mantis: an immunohistochemical, confocal laser scanning and electron microscopic study. *Brain Res.*, 823(1): 11–23.

Li GB, Wang HX, Hu WX, 1964. Route of the seasonal migration of the oriental armyworm moth in the eastern part of China as indicated by a three-year result of releasing and recapturing of marked moths. *Acta Phytophy. Sin.*, 3(2): 101–109. [李光博，王恒祥，胡文绣，1964. 粘虫季节性迁飞为害假说及标记回收试验. 植物保护学报，3(2): 101–109]

Li W, 2016. The Transcriptome Sequencing and Gene Expression Analysis of Migrant and Resident *Mythimna separata* (Walker). MSc Thesis, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing. [李微，2016. 迁飞型和居留型粘虫转录组测序及基因表达分析. 北京: 中国农业科学院硕士学位论文]

Liu SS, Li AY, Wirr CM, Pérez de Leon AA, 2011. Immunohistological localization of serotonin in the CNS and feeding system of the stable fly *Stomoxys calcitrans* L. (Diptera: Muscidae). *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 77(4): 199–219.

Nässel DR, 1988. Serotonin and serotomin-immunoreactive neurons in the nervous system of insects. *Prog. Neurobiol.*, 30(1): 1–85.

Nässel DR, Klemm N, 1983. Serotonin-like immunoreactivity in the optic lobes of three insect species. *Cell Tissue Res.*, 232(1): 129–140.

Nässel DR, Meyer EP, Klemm N, 1985. Mapping and ultrastructure of serotonin-immunoreactive neurons in the optic lobes of three insect species. *J. Comp. Neurol.*, 232(2): 190–204.

Nässel DR, Ohlsson L, Sivasubramanian P, 1987. Postembryonic differentiation of serotonin-immunoreactive neurons in fleshfly optic lobes developing in situ or cultured in vivo without eye discs. *J. Comp. Neurol.*, 255(3): 327–340.

Niu H, Li YN, Bao XX, 2004. Distribution of GABA and 5-HT-ergic immunoreactive neurons in the visual system of butterfly *Mimathyma schrenckii*. *Acta Zool. Sin.*, 50(5): 770–774.

Qi YX, Wu SF, Huang J, Ye GY, 2014. Advances in 5-hydroxytryptamine and its receptors in insects. *Acta Entomol. Sin.*, 57(7): 844–859. [齐易香, 吴顺凡, 黄佳, 叶恭银, 2014. 昆虫5-羟色胺及其受体的研究进展. 昆虫学报, 57(7): 844–859]

Rosner R, Von Hadeln J, Salden T, Homberg U, 2017. Anatomy of the lobula complex in the brain of the praying mantis compared to the lobula complexes of the locust and cockroach. *J. Comp. Neurol.*, 525(10): 2343–2357.

Saifullah ASM, Tomioka K, 2002. Serotonin sets the day state in the neurons that control coupling between the optic lobe circadian pacemakers in the cricket *Gryllus bimaculatus*. *J. Exp. Biol.*, 205(9): 1305–1314.

Schürmann FW, Klemm N, 1984. Serotonin-immunoreactive neurons in the brain of the honeybee. *J. Comp. Neurol.*, 225(4): 570–580.

Settembrini BP, Villar MJ, 2004. Distribution of serotonin in the central nervous system of the blood-feeding heteropteran, *Triatoma infestans* (Heteroptera: Reduviidae). *J. Morphol.*, 260(1): 21–32.

Sharma HC, Davies JC, 1983. The oriental armyworm, *Mythimna separata* (Wlk.). Distribution, biology and control: a literature review. Miscellaneous Report, Centre for Oversea Pest Research, No. 59. 24 pp.

Siju K, Hansson BS, Ignell R, 2008. Immunocytochemical localization of serotonin in the central and peripheral chemosensory system of mosquitoes. *Arthropod Struct. Dev.*, 37(4): 248–259.

Tian XM, Hu XH, Zhao ZF, Qu YT, Bao XX, 2005. Distribution of serotonin immunoreactive neurons in the visual system of the beetle *Harmonia axyridis*. *Acta Zool. Sin.*, 51(5): 912–918.

Tyrer NM, Turner JD, Altman JS, 1984. Identifiable neurons in the locust central nervous system that react with antibodies to serotonin. *J. Comp. Neurol.*, 227(3): 313–330.

Vallés AM, White K, 1988. Serotonin-containing neurons in *Drosophila melanogaster*: development and distribution. *J. Comp. Neurol.*, 268(3): 414–428.

Vleugels R, Verlinden H, Vanden Broeck J, 2015. Serotonin, serotonin receptors and their actions in insects. *Neurotransmitter*, 2(1): e314.

Watanabe H, Shimohigashi M, Yokohari F, 2014. Serotonin-immunoreactive sensory neurons in the antenna of the cockroach *Periplaneta americana*. *J. Comp. Neurol.*, 522(2): 414–434.

Wei H, El Jundi B, Homberg U, Stengl M, 2010. Implementation of pigment-dispersing factor-immunoreactive neurons in a standardized atlas of the brain of the cockroach *Leucophaea maderae*. *J. Comp. Neurol.*, 518(20): 4113–4133.

Weisel-Eichler A, Libersat F, 2004. Venom effects on monoaminergic systems. *J. Comp. Physiol. A*, 190(9): 683–690.

Würden S, Homberg U, 1995. Immunocytochemical mapping of serotonin and neuropeptides in the accessory medulla of the locust, *Schistocerca gregaria*. *J. Comp. Neurol.*, 362(3): 305–319.

Yuan Q, Lin F, Zheng X, Sehgal A, 2005. Serotonin modulates circadian entrainment in *Drosophila*. *Neuron*, 47(1): 115–127.

Zhang JH, Lin JQ, Bao XX, 2003. Distribution of 5-HT immunoreactive neurons in the optic lobes of the ant (*Camponotus japonicus*). *Acta Zool. Sin.*, 49(2): 224–229.

Zhang L, Liu YQ, Cheng YX, Jiang XF, 2017. Consideration of novel mechanism of outbreak induced by immunity based on the field investigation of the larval melanization in the oriental armyworm, *Mythimna separata*. *Plant Prot.*, 43(3): 8–12. [张蕾, 刘悦秋, 程云霞, 江幸福, 2017. 粘虫黑化引起的免疫致灾新机制的思考. 植物保护, 43(3): 8–12]

（责任编辑：赵利辉）